

Articoli/Articles

DOMESTICAZIONE ED EVOLUZIONE DEI CANI:
DATI GENETICI, ARCHEOZOLOGICI E RUOLO
DEL DNA ANTICO

FABIO VERGINELLI^o, CRISTIAN CAPELLIA, VALENTINA COIA*,
MARCO MUSIANI**, MARIO FALCHETTI‡, LAURA OTTINI‡,
RAFFAELE PALMIROTTA^oJ, ANTONIO TAGLIACOZZO, IACOPO DE
GROSSI MAZZORIN^o, RENATO MARIANI-COSTANTINI^o

^oDipartimento di Oncologia e Neuroscienze, Università G. d'Annunzio, e Centro di Scienze dell'Invecchiamento (Ce.S.I.), Fondazione "Università G. d'Annunzio", Chieti; ^ΔIstituto di Medicina Legale, Università Cattolica del S. Cuore, Roma; Dipartimenti di ^{*}Biologia Animale e Umana e [‡]Medicina Sperimentale - Sezione di Storia della Medicina, Università La Sapienza, Roma; ^{**}Facoltà di Disegno Ambientale, Università di Calgary, T2N 1N4 Canada; ^oDipartimento di Eredità Culturale Culturale, Università di Lecce; [#]Laboratorio di Paleontologia del Quaternario e Archeozoologia, Soprintendenza Speciale al Museo Preistorico-Etnografico Luigi Pigorini, Roma.

SUMMARY

THE ORIGINS OF DOGS:
ARCHAEOZOOLOGY, GENETICS, AND ANCIENT DNA

The domestication of the dog from the wolf was a key step in the pathway that led to the Neolithic revolution. The earliest fossil dogs, dated to the end of the last glacial period (17,000 to 12,000 years ago), have been found in Russia, Germany and the Middle East. No dogs are represented in the naturalistic art of the European Upper Palaeolithic, suggesting that dogs were introduced at a later date. Genetic studies of extant dog and wolf mitochondrial DNA sequences were interpreted in favour of multiple dog founding events as early as 135-76,000 years ago, or of a single

Key words: Evolution - Ancient DNA – Dog - Wolf.

origin in East Asia, 40,000 or 15,000 years ago. Our study included mitochondrial DNA sequences from Italian fossil bones attributed to three Late Pleistocene-Early Holocene wolves (dated from ^a15,000 to ^a10,000 14C years ago) and two dogs, dated to ^a4,000 and ^a3,000 14C years ago respectively. Taking paleogeography into account, our phylogenetic data point to a contribution of European wolves to the three major dog clades, in agreement with archaeozoological data. Our phylogeographic studies also suggest genetic differentiation of dogs and wolves related to isolation by geographic distance, supporting multicentric origins of dogs from wolves throughout their vast range of sympatry.

DNA antico, domesticazione dei mammiferi e ruolo del cane nell'evoluzione umana

I dati paleogenetici ottenibili da resti biologici antichi sono di necessità scarsi ed estremamente frammentari, ma possono essere corredati di datazione assoluta e sono direttamente riferibili a specifici contesti paleogeografici e paleoambientali¹. Grazie a queste caratteristiche il DNA antico può aprire nuovi orizzonti allo studio dei processi evolutivi.

L'evoluzione delle specie domestiche^{2, 3}, un processo orientato svoltosi in tempi geologicamente brevi, può fornire un esempio delle potenzialità conoscitive offerte dal DNA antico. Infatti, anche quando la specie selvatica ancestrale non sia estinta, è difficile ricostruire la storia del processo di domesticazione sulla base dei dati genetici attuali, a causa dell'effetto confondente esercitato per millenni dall'influenza umana⁴.

Forse il più complesso ed interessante tra i processi di domesticazione è quello che ha portato allo sviluppo del cane (*Canis familiaris* L.), ritenuto il primo animale domestico⁵. Il cane, una specie costantemente associata all'uomo in tutti i continenti e in tutte le civiltà⁶, è importante per la sua determinante influenza sulla nostra specie. Il contributo del cane, combinato con l'introduzione dell'arco e del propulsore da lancio (atlatl), rese più efficiente e produttiva la caccia⁷. Senza il cane non sarebbe stato possibile sviluppare artiodattili domestici come ovini o bovini, per la cui custodia esso è fondamentale. Quindi le tecniche di addomesticamento e allevamento che sono alla base della cosiddetta rivoluzione neolitica

hanno la loro origine nell'addomesticamento di questo indispensabile ausiliario dell'uomo⁸. Non bisogna poi dimenticare che, prima dello sviluppo degli altri animali domestici, il cane fece le loro veci, prestandosi al soddisfacimento delle più diverse necessità umane. Questo è chiaramente documentato nelle culture indigene precolumbiane delle Americhe, che non conobbero, ad eccezione dei camelidi andini, altri mammiferi domestici. Fungendo da animale da soma, il cane facilitò il movimento dei gruppi di cacciatori nomadi, come animale da macello rappresentò una fonte di carne prontamente disponibile e sempre autonomamente al seguito dei gruppi umani, sorvegliando gli accampamenti migliorò in modo notevole le capacità di difesa⁹. Considerando questo, non ci si può meravigliare del fatto che il cane abbia rappresentato un vantaggio estremamente importante, in termini di possibilità di sopravvivenza, per i gruppi umani preistorici¹⁰. La domesticazione del cane rappresenta probabilmente la piattaforma su cui poggia il successivo sviluppo di tutte le forme di civiltà umana.

Dati archeozoologici ed ipotesi genetiche

Il problema dell'origine del cane è aperto sin dai tempi di Charles Darwin¹¹. L'elevatissima variabilità morfologica fece pensare in passato che questa specie domestica derivasse dall'ibridazione di canidi selvatici diversi, soprattutto il lupo e lo sciacallo. Tale fu l'ipotesi avanzata da Charles Darwin, poi sostenuta da Konrad Lorenz¹². In tempi recenti i dati genetici, derivati dallo studio del DNA dei cani e dei lupi, hanno mostrato chiaramente che tutti i cani derivano dal lupo (*Canis lupus* L.)^{13,14}. Tuttavia non è chiaro come, quando e dove ciò avvenne. L'addomesticamento avvenne in un determinato luogo, presso una specifica comunità preistorica che sviluppò i primi cani, diffusi poi attraverso contatti tra gruppi umani, oppure i lupi furono addomesticati indipendentemente in diversi contesti geografici del Paleartico, in cui uomini e lupi convissero per gran parte del Pleistocene¹⁵?

Partendo dal dato archeologico, possiamo osservare che nell'arte del Paleolitico Superiore, sviluppatasi in area Franco-Cantabrica,



Fig. 1 - Scena di caccia al bisonte preistorico europeo (*Bison priscus*), Paleolitico superiore (magdaleniano) Grotta di Lascaux, Francia (circa 16.000 anni). Si nota, oltre al cacciatore investito e forse ucciso dall'animale ferito, la figura di un volatile, che potrebbe avere un significato simbolico. Non si osserva traccia di cani. La caccia al bisonte effettuata con la lancia senza ausilio di cani risultava certamente pericolosa, richiedendo un diretto contatto tra il cacciatore e la potenziale preda, altamente pericolosa.

con propaggini anche in Italia, tra circa 30.000 e 15.000 anni fa, non vi è traccia di cani¹⁶, nonostante siano presenti diverse scene di caccia (Fig. 1) e siano raffigurati numerosi animali della fauna quaternaria, tra cui lupi chiaramente identificabili come tali (Fig. 2). Questo fa pensare che il cane non esistesse allora in Europa. Le prime raffigurazioni che indubbiamente ritraggono cani si datano intorno a 11-10.000 anni fa circa e si trovano nell'arte rupestre del levante spagnolo (come il classico esempio di Cueva Vieja de Alpera (Fig. 3) e del Sahara Libico¹⁷. Sono scene che mostrano chiare interazioni tra cani e cacciatori muniti di arco e frecce nella caccia a grandi mammiferi selvatici.



Fig. 2 - Profilo realistico di un lupo della fine dell'era glaciale dalla Grotta di Les Combarelles, Francia. Da animali come questo furono probabilmente sviluppati i primi cani.

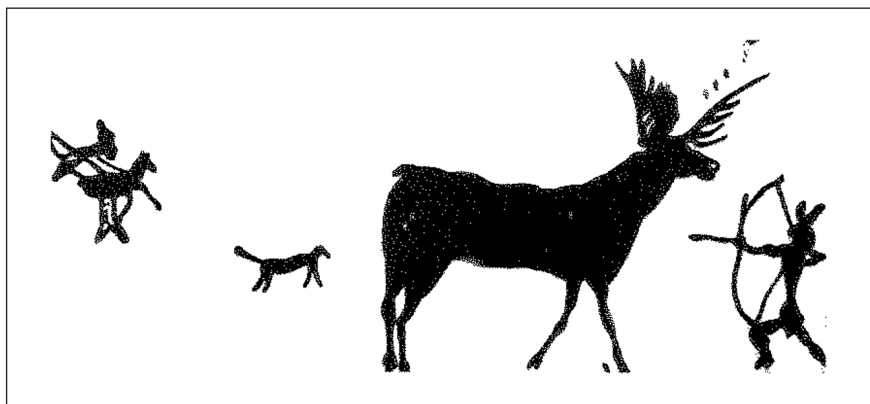


Fig. 3 - Scena di caccia ad un grande cervide (alce? megaceros?) da Cueva Vieja de Alpera nel levante spagnolo. Rispetto alla scena in Fig. 1, si nota un grande progresso: i cacciatori sono muniti di arco e frecce, il che consente di ferire ed indebolire l'animale in relativa sicurezza a distanza. Inoltre, si vede chiaramente, dietro il cervide, un cane (riconoscibile per la lunga coda tenuta eretta, al modo dei cani) che spinge la preda verso il cacciatore, portandola a tiro d'arco. Altri cacciatori muniti di arco seguono il cane. Questo dipinto parietale, che risale a circa 10.000 anni fa' è uno dei primi documenti figurativi ritraenti il cane. Tuttavia a quell'epoca il cane, come pure l'arco, erano già utilizzati in tutto il paleartico, il neoartico e in Africa. La grande utilità del cane e dell'arco per le popolazioni di cacciatori-raccoglitori ne spiegano la diffusione estremamente rapida. Questo rende difficile identificare le aree di originario sviluppo.

I primi fossili chiaramente attribuibili a cani domestici, pur se simili ancora a lupi, risalgono invece a 16-13.000 anni fa e sono rappresentati da due crani da un importante sito del Paleolitico Superiore in Bielorussia (Eliseievichi 1)¹⁸. Un altro reperto coevo, meno completo, viene da Oberkassel in Germania, reperti frammentari di poco posteriori (12.000 anni fa circa) da diversi siti Natufiani in Palestina ed Irak¹⁹. Questi cani medio-orientali erano relativamente piccoli e ne fu supposta un'origine indipendente dal lupo arabo (*Canis lupus arabs*), mentre il grande lupo europeo (sottospecie *C. lupus lupus*) sembrava essere correlato ai fossili russi e tedeschi. A partire da circa 10.000 anni fa, comunque, il cane era diffuso in tutta l'Eurasia, l'Africa, il Nord America, e l'Australia. La sua diffusione sembrerebbe quindi essere stata estremamente rapida²⁰.

I dati archeozoologici relativi ai primi cani sono stati di recente messi in discussione da ricerche genetico-molecolari basate sulla regione ipervariabile del DNA mitocondriale, pubblicate dai gruppi di ricerca di Robert Wayne e di Peter Savolainen, rispettivamente nel 1997²¹ e nel 2002²². Questi studi suggerivano origini complesse dei cani dai lupi, nel primo caso spostando all'indietro l'epoca di domesticazione tra 135.000 e 76.000 anni fa, nell'altro fornendo dati a favore di un'unica origine del cane in Cina, 40.000 o 16.000 anni fa, con successiva diffusione nel paleoartico occidentale e nel neoartico. Accettando la data di domesticazione inizialmente proposta da Wayne e collaboratori si dovrebbe concludere che il cane fosse stato già sviluppato dall'uomo di Neanderthal (*Homo neanderthalensis* King), una specie umana estinta ad ampia distribuzione paleartica, che risulta morfologicamente e geneticamente discontinua rispetto a *Homo sapiens*²³. Accettando l'ipotesi di Savolainen, bisognerebbe concludere che il cane fu sviluppato nel contesto del Paleolitico Superiore cinese e che si diffuse poi verso l'Europa e le Americhe, principalmente per scambi tra gruppi umani, senza un contributo rilevante di domesticazioni indipendenti, almeno in linea materna.

Gli studi di Wayne e Savolainen si basavano su sequenze di cani e lupi attuali e su un sistema di datazione detto "orologio molecolare", scandito da un supposto tasso specie-specifico di mutazione spontanea del DNA, calibrato sulla data di divergenza paleontologica tra antenati del lupo e antenati del coyote, che si diversificarono circa 1 milione di anni fa²⁴. Recenti ricerche mostrano tuttavia che gli "orologi" molecolari non sono idonei a datare eventi filogenetici in tempi geologici brevi, misurabili in migliaia e non in milioni di anni, come quelli in cui presumibilmente avvenne l'addomesticamento del cane²⁵. Pertanto è opportuno maneggiare con prudenza datazioni non sostenute da dati archeozoologici. L'interpretazione dei dati genetici a favore di un'origine unica del cane in estremo oriente è in contrasto con il dato archeologico che indica l'Europa e l'Asia Occidentale come areale di distribuzione dei cani più antichi sinora noti²⁶. L'ipotesi cinese è basata sull'a-

nalisi degli aplotipi mitocondriali attuali campionati in diversi continenti²⁷. A questo riguardo la maggiore eterogeneità genetica degli aplotipi asiatici, più che riflettere un'origine più antica dei cani asiatici, potrebbe essere riconducibile al fatto che in Asia è mancato l'impatto del concetto di razza, diffusosi in Europa a partire dalla metà del XIX secolo²⁸. I "kennel clubs" europei, favorendo la riproduzione controllata a partire da riproduttori strettamente selezionati per caratteristiche fenotipiche, hanno probabilmente determinato un "collo di bottiglia" genetico per le razze canine occidentali.

DNA antico da canidi preistorici italiani: significato per la storia della domesticazione

L'Italia occupa una posizione centrale nell'area mediterranea. Questa centralità è ancora più apprezzabile nel contesto paleogeografico dell'era glaciale²⁹. Infatti sino ad oltre 14.000 anni fa, a causa della marcata regressione marina würmiana, la penisola italiana era collegata alla penisola balcanica da una vasta pianura occupante quello che è oggi il letto dell'Adriatico, solcata al centro dall'alveo del fiume Po. Questa pianura era parte di un vasto ambiente di steppa temperato-fredda, che si connetteva ad est, oltre le basse catene montuose balcaniche, con le steppe danubiane e più a sud-est, attraverso un ampio ponte di terra emerso a livello del Bosforo, con le steppe temperate dell'Asia Sud-Occidentale e con gli ambienti temperato-caldi delle coste meridionali del Mediterraneo. Se consideriamo che buona parte dell'Europa del nord era coperta da ghiacciai, appare evidente che l'Italia dovesse svolgere un ruolo paleobiogeografico di estremo rilievo nelle interazioni tra Asia ed Europa. Questo potrebbe riflettersi anche sull'origine del cane.

L'arte naturalistica parietale e mobiliare del Paleolitico Superiore Italiano, riferibile a una facies locale tardo-epigravettiana definita "romanelliano" (dall'eponimo di Grotta Romanelli in Terra d'Otranto), non ha fornito alcuna figurazione di cane, pur essendo presenti sia figurazioni umane, come nella scena sacrificale della

Grotta dell'Addaura sul Monte Pellegrino presso Palermo (Fig. 4), che di lupo, realisticamente ritratto come preda di caccia nel noto ciottolo romanelliano di Grotta Polesini a Ponte Lucano presso Tivoli^{30,31,32,33}. L'Italia d'altra parte non ha fornito alcun reperto fossile di cane antecedente il neolitico, epoca in cui resti di questo animale domestico improvvisamente abbondano fra gli ossami associati a siti archeologici.

Per studiare le relazioni tra cani e lupi siamo partiti da reperti fossili o sub-fossili Italiani riferiti a lupi risalenti alla fine dell'ultima glaciazione e a cani preistorici³⁴. E' stato possibile recuperare informazione genetica riferibile a circa 261 bp della regione ipervariabile del DNA mitocondriale da due lupi geologicamente quasi sincroni da Grotta Romanelli (datati al radiocarbonio a circa 10.000 anni fa), da un lupo dal riparo romanelliano di Palidoro presso

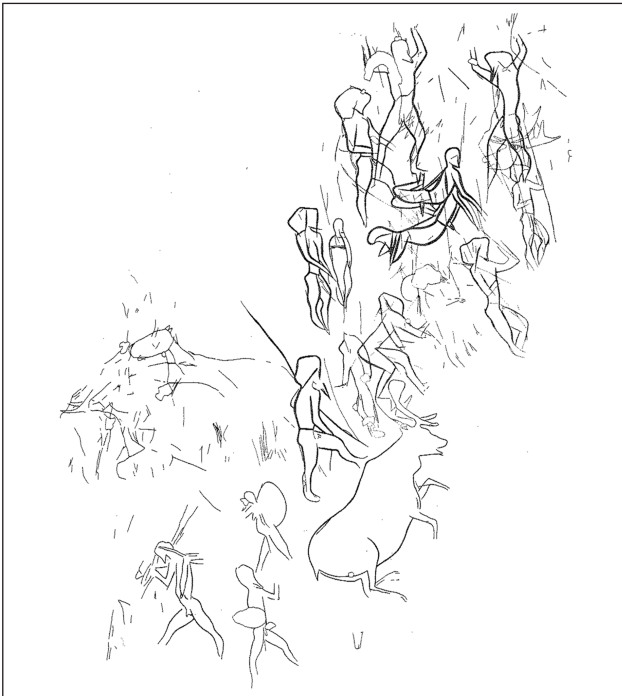


Fig. 4 - Scena sacrificale dalla Grotta dell'Addaura sul Monte Pellegrino di Palermo, datata al tardo epigravettiano (Paleolitico Superiore finale). Si notano personaggi danzanti intorno a due individui legati con corde fissate al collo e alle caviglie. E' presente anche un cervide (un daino di grossa taglia, probabile preda di caccia) e un abbozzo di animale dalla grande testa, non altrimenti identificabile. Non vi è evidenza di cani, il che suggerisce che fossero ancora assenti nel Paleolitico Superiore italiano.

Roma, datato a circa 15.000 anni fa, e da 2 cani preistorici del Lazio, rispettivamente datati a circa 4.000 e circa 3000 anni fa', provenienti dal sito eneolitico di Casal del Dolce e dal sito della tarda età del Bronzo/prima Età del Ferro di Vejano³⁵. Mediante analisi genetiche e filogenetiche le sequenze antiche sono state comparate con le sequenze in database di 341 lupi di diverse popolazioni paleartiche e neoartiche e di 547 cani rigorosamente di razza pura, la cui origine geografica è stata definita in relazione all'areale di originario sviluppo della razza.

I risultati dei nostri studi³⁶ indicano che i lupi del Pleistocene terminale italiano erano estremamente eterogenei geneticamente (2/3 sequenze dai fossili riferiti a lupi sono risultate nuove, mentre la terza sequenza corrisponde ad un aplotipo di cane molto antico, rinvenuto anche in resti di cani precolombiani americani). Questo contrasta con la situazione attuale, in cui tutti i lupi italiani e francesi (questi ultimi di recente origine italiana) condividono lo stesso aplotipo mitocondriale³⁷. Si conferma quindi un collo di bottiglia genetico per i lupi italici, che è l'effetto verosimile delle persecuzioni cui il lupo fu sottoposto per secoli e del relativo isolamento geografico post-glaciale.

Le sequenze mitocondriali dei tre lupi del Pleistocene terminale/primo Olocene si situano all'origine dei 3 principali cladi mitocondriali canini, e sono geneticamente vicine a quelle dei due cani preistorici (Fig. 5). Inoltre, le sequenze dei lupi e dei cani antichi sono risultate filogeneticamente correlate a quelle di lupi attuali dell'area balcanica. Nell'insieme, i dati genetici antichi, visti nel contesto paleogeografico, suggeriscono che popolazioni di lupi esistenti, alla fine dell'ultima glaciazione (tra 15.000 e 10.000 anni fa), nelle steppe dell'Europa meridionale ed orientale fornirono linee materne che contribuirono allo sviluppo dei cani. A questo riguardo va notato che in corrispondenza dei picchi glaciali la migrazione di lupi e di gruppi di cacciatori-raccoglitori dall'Europa sud-orientale all'Italia doveva essere grandemente facilitata dalla recessione marina e dall'ambiente di steppa, essendo l'unico parziale ostacolo rappresentato dal fiume Po, peraltro ghiacciato in inverno.

più generalmente, analizzando a livello globale la struttura spaziale della distribuzione geografica degli aplotipi di cani e di lupo considerati insieme, abbiamo dimostrato che correlazioni genetiche ancestrali sono ancora evidenziabili tra cani e lupi attuali che insistono sullo stesso territorio geografico³⁸. Questo risultato chiaramente suggerisce un flusso di linee materne dal lupo al cane nei diversi contesti ambientali in cui l'uomo e il lupo convissero, ed è perfettamente consistente con lo specifico contesto italiano, in cui cani preistorici risultano geneticamente legati a lupi preistorici simpatici e a lupi attuali balcanici. Quindi l'interpretazione del processo di domesticazione desunta dai dati relativi all'area italo-balcanica può essere estesa al più vasto contesto paleo- e neo-artico.

Riferendosi alla documentazione archeo-zoologica attualmente disponibile, si può notare che i siti archeologici in cui sono stati rinvenuti i primi fossili di cani (Germania, pianura occidentale russa, medio-oriente) se considerati nel contesto paleoambientale della fine dell'era glaciale risultano congiunti all'area balcanica ed italiana via ambiente di steppa³⁹. Appare quindi probabile, sotto i profili paleozoologico, archeologico e genetico, un importante ruolo dei lupi e dei cacciatori preistorici europei nello sviluppo dei primi cani, in accordo con le posizioni delle sequenze antiche italiane nella filogenesi dei cani⁴⁰.

Il passaggio evolutivo dal lupo al cane fu probabilmente insensibile. Tra i cacciatori preistorici e i lupi non vi era probabilmente quell'antagonismo che poi necessariamente si sviluppò tra antichi allevatori e lupi, dopo l'addomesticamento del bestiame. L'ipotesi che i lupi fossero relativamente tollerati dai cacciatori-raccoglitori preistorici viene suggerita dalla documentazione disponibile sugli Indiani delle praterie americane dell'inizio dell'800, che, secondo i resoconti del principe Massimiliano di Wied, ammettevano branchi di lupi presso i loro accampamenti ed interazioni tra cane e lupo. Essi avevano bisogno di cani forti come lupi per il traino delle slitte e la guardia. Dovevano poi cacciare grandi mammiferi come il bisonte ed il cervo e rispetto all'abbondanza delle prede il lupo non compete, ma poteva collaborare. Possiamo quindi immaginare che anche

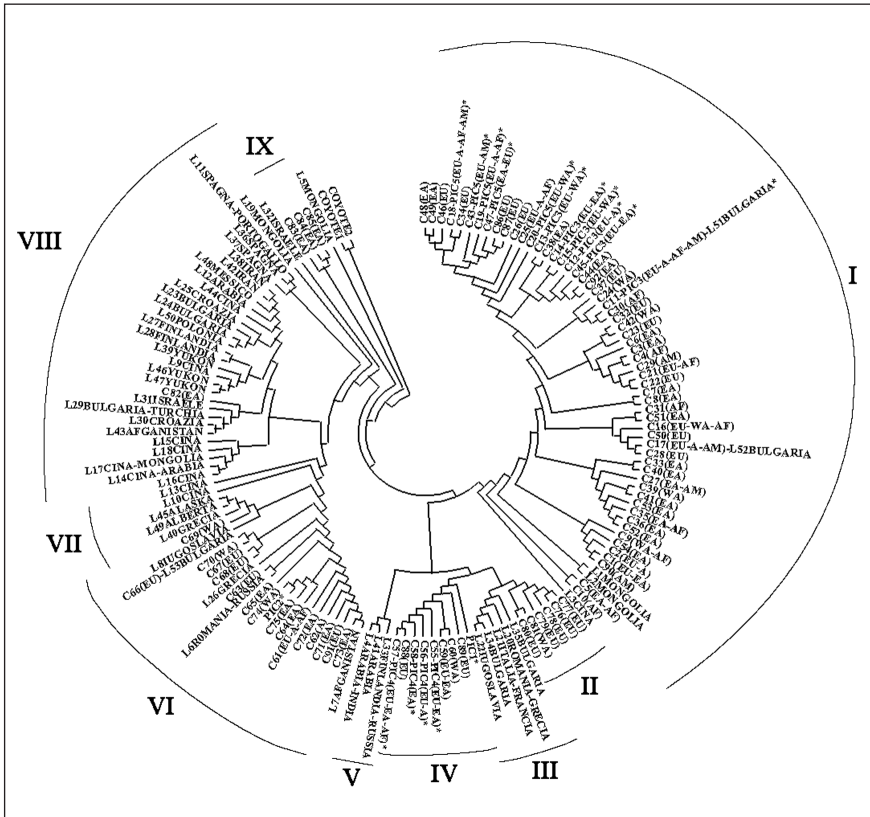


Fig. 5 - Albero filogenetico costruito con le sequenze HVR1 dei 5 canidi preistorici (designati PIC) e con i 92 aplotipi dei cani di razza pura (C) e dei 53 lupi attuali (L). I cladi II, IV e IX sono monofiletici per aplotipi di cane mentre i cladi III, V, VII, VIII per aplotipi di lupo. I cladi I e VI sono misti e includono sequenze di cane e di lupo. Le sequenze PIC si situano nel clado I (PIC3 e PIC5), nel clado IV (PIC1 e PIC4) e nel clado VI (PIC2). PIC 3 e PIC 5 presentano aplotipi ampiamente diffusi tra i cani di Europa, Asia, Africa, ed America. La sequenza di PIC3 è inoltre condivisa con un lupo della Bulgaria. PIC4 presenta un aplotipo riscontrato in cani dell'Eurasia e dell'Africa. PIC1 e PIC2 sono caratterizzati da aplotipi unici, probabilmente riferibili a linee mitocondriali estinte. La distribuzione continentale degli aplotipi dei cani (definita dall'area continentale di origine della razza) è indicata in parentesi: A, Asia; EA, Est Asia; WA, Ovest Asia; EU, Europa; AM, America; AF, Africa. La nazione indica l'origine geografica degli aplotipi dei lupi. L'albero è stato costruito utilizzando come radice 2 sequenze di *Canis latrans* (coyote in figura) e applicando il metodo neighbor-joining su di una matrice distanza genetica calcolata come descritto in Verginelli et al., 2005⁴¹.

nel Paleolitico Superiore i branchi di lupi che convivevano con tribù di cacciatori-raccoglitori paleartici sviluppassero con essi, nel corso dei millenni, una sorta di simbiosi. Da questi lupi “simbiotici”, in seguito ad eventi multipli di domesticazione avvenuti in un lungo arco temporale vicino alla fine dell’ultima fase glaciale würmiana, furono sviluppati i primi cani, morfologicamente molto simili a lupi, come dimostrato dai fossili. Questi protocani dovevano includere animali che condividevano, almeno in linea materna, il patrimonio genetico di lupi del Pleistocene terminale italiano, patrimonio in parte conservatosi nelle ultime popolazioni di lupo dell’area balcanica. A partire da 8.000 anni fa circa, almeno nel Vecchio Mondo, con la domesticazione del bestiame, il lupo non fu più tollerato vicino agli stanziamenti umani, l’ibridazione tra cane e lupo fu scoraggiata e questo condusse sia all’isolamento genetico del cane che alla drastica riduzione della diversità genetica dei lupi. Tuttavia i cani attuali riflettono ancora la diversità genetica delle antiche popolazioni di lupo della fine dell’era glaciale (Fig. 5).

L’evoluzione del cane mette in luce il contributo che i lupi hanno dato allo sviluppo delle culture umane, un contributo importante, fatto di collaborazione, simpatia e dedizione, più che di antagonismo. L’apparente predominio della specie umana si fonda sul supporto di molte altre specie, e nell’orchestrare questo supporto il lupo divenuto cane giocò un ruolo fondamentale.

BIBLIOGRAFIA E NOTE

Ringraziamenti: Le ricerche condotte dagli autori sono state sostenute dal Ministero dell’Istruzione, Università e Ricerca, Progetti di Ricerca di Interesse Nazionale (PRIN), grant 2000 e 2003, coordinati da L.R. Angeletti. Si ringrazia anche ASAE-ONLUS per il supporto organizzativo.

1. HOFREITER M., SERRE D., POINAR H.N., KUCH M., PÄÄBO S., *Ancient DNA*. Nat. Rev. Genet. 2001; 2: 353-359.
2. BENECKE N., *Der Mensch und Seine Haustiere*. Stuttgart, Theiss, 1994.

DNA antico e origine dei cani.

3. CLUTTON-BROCK J., *Origins of the dog: domestication and early history*. In: SERPELL J., *The domestic dog: its evolution, behaviour and interactions with people*. Cambridge, Cambridge University Press, 1995, pp. 8-20.
4. Cfr. op. cit. nota 1.
5. Cfr. op. cit. nota 3.
6. Cfr. op. cit. nota 3.
7. LINDNER K., *La succession des civilisations et le développement de la technique des armes*. In: LINDNER K., *La chasse préhistorique*. Paris, Payot, 1950, pp. 22-116.
8. Cfr. op. cit. nota 7.
9. Cfr. op. cit. nota 3.
10. Cfr. op. cit. nota 7.
11. DARWIN C., *L'origine delle specie*. Torino, Universale scientifica Boringhieri, 1967.
12. LORENZ K., *E l'uomo incontro' il cane*. Milano, Adelphi, 1973.
13. VILÀ C., SAVOLAINEN P., MALDONADO J.E., AMORIM I.R., RICE J.E., HONEYCUTT R.L., CRANDALL K.A., LUNDEBERG J., WAYNE R.K., *Multiple and ancient origins of the domestic dog*. *Science* 1997; 276:1687-1689.
14. VILÀ, C., AMORIM I.R., LEONARD J.A., POSADA D., CASTROVIEJO J., PETRUCCI-FONSECA F., CRANDALL K.A., ELLEGREN H., WAYNE R.K., 1999. *Mitochondrial DNA phylogeography and population history of the grey wolf Canis lupus*. *Mol. Ecol.* 8:2089-2103.
15. KURTÉN B., *Pleistocene mammals of Europe*. London, Weidenfeld & Nicholson, 1968.
16. DELPORTE H., *L'image des animaux dans l'art prèhistorique*. Paris, Picard, 1990.
17. Cfr. op. cit. nota 7.
18. SABLIN M.V., KHLOPACHEV G.A., *The Earliest Ice Age Dogs: Evidence from Eliseevichi I*. *Current Anthropology*, 2002; 43:795-799.
19. Cfr. op. cit. nota 3.
20. Cfr. op. cit. nota 3.
21. Cfr. op. cit. nota 13.
22. SAVOLAINEN P., ZHANG Y.P., LUO J., LUNDEBERG J., LEITNER T., *Genetic evidence for an East Asian origin of domestic dogs*. *Science* 2002; 298:1610-1613.
23. KRINGS M., STONE A., SCHMITZ R.W., KRAINITZKI H., STONEKING M., PÄÄBO S., *Neanderthal DNA sequences and the origin of modern humans*. *Cell* 1997; 90: 19-30.
24. Cfr. op. cit. note 21 e 22.
25. HO S.Y.W., PHILLIPS M.J., COOPER A., DRUMMOND A.J., *Time dependency of molecular rate estimates ans systematic overestimation of recent divergence times*. *Mol. Biol. Evol.* 2005; 22: 1561-1568.

26. Cfr. op. cit. note 3 e 18.
27. Cfr. op. cit. nota 22.
28. Cfr. op. cit. nota 3.
29. WILLIAMS M.A.J., *Quaternary environments*. London, Edward Arnold, 1998.
30. GAMBLE C., *The Palaeolithic settlement of Europe*. Cambridge, Cambridge University Press, 1986.
31. BLANC G.A., *Grotta Romanelli. I. Stratigrafia*. Archivio per l'Antropologia e l'Etnologia (Firenze) 1920; L:65-103.
32. BLANC G.A., *Grotta Romanelli. II. Dati ecologici e paleontologici*. Archivio per l'Antropologia e l'Etnologia (Firenze) 1928; LVIII:365-431.
33. RADMILLI A.M., *Gli scavi nella Grotta Polesini a Ponte Lucano di Tivoli e la più antica arte del Lazio*. Origines – Studi e materiali pubblicati a cura dell'Istituto Italiano di Preistoria e Protostoria, Firenze, Sansoni, 1974.
34. VERGINELLI F., CAPELLI C., COIA V., MUSIANI M., FALCHETTI M., OTTINI L., PALMIROTTA R., TAGLIACOZZO A., DE GROSSI MAZZORIN I., MARIANI-COSTANTINI R., *Mitochondrial DNA from prehistoric canids highlights relationships between dogs and South-East European wolves*. Mol Biol Evol. 2005; 22:2541-51.
35. Cfr. op. cit. nota 34.
36. Cfr. op. cit. nota 34.
37. RANDI E., LUCCHINI V., CHRISTENSEN M.F., MUCCI N., FUNK S.M., DOLF G., LOESCHCKE V., *Mitochondrial DNA analysis in Italian and East European wolves: Detecting the consequences of small population size and hybridization*. Conservation Biol. 2000; 14:464-473.
38. Cfr. op. cit. nota 34.
39. Cfr. op. cit. nota 29.
40. Cfr. op. cit. nota 34.
41. Cfr. op. cit. nota 34.

Correspondence should be addressed to:

Renato Mariani Costantini, Dipartimento di Oncologia e Neuroscienze, Università G. d'Annunzio, e Centro di Scienze dell'Invecchiamento (Ce.S.I.), Fondazione "Università G. d'Annunzio", Chieti, I.